Revue suisse Zool.	Tome 80	Fasc. 2	p. 521-542	Genève, août 1973

Verhaltensstudien an *Serrasalmus nattereri*

von

K. ZBINDEN

Mit 6 Textabbildungen und 2 Tafeln.

INHALT

EINFÜHRUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Meine Absicht beim Verfassen vorliegenden Aufsatzes war, eine erste allgemeine Übersicht über das Verhalten des im Amazonasgebiet häufig vorkommenden Sägesalmlers *Serrasalmus nattereri* zu geben. Ausgewählt wurde diese Art, weil ein geeignetes Aquarium zur Verfügung stand und die Untersuchung der Fressgewohnheiten und der Schwarmordnung einige interessante Ergebnisse versprach. Da der Fisch in den südamerikanischen Gewässern eine äusserst wichtige Funktion innehat, heute aber vielerorts mit Giftmitteln bekämft wird, war auch ein tieferliegendes Motiv für eine Untersuchung gegeben. In späteren Arbeiten hoffe ich, auf wichtige Teilgebiete näher eingehen zu können.

Über Sägesalmler sind nur wenige wissenschaftliche Arbeiten veröffentlicht worden. Mir sind über Piranhas im Besonderen folgende Abhandlungen bekannt: eine sehr ausführliche, systematisch gerichtete Arbeit von GÉRY (1969), eine über den Blutglucosespiegel und dessen Zusammenhänge mit den Fressperioden bei *Rooseveltiella nattereri* (BELLAMY, 1968), eine über das Schutzverhalten des Welses *Hassar orestis* gegen die Angriffe von Piranhas (MARKL, 1969) und eine vierte über die Fortpflanzung von *Serrasalmus nattereri* (HONEGGER, 1971). Über das Verhalten der Piranhas und die Beziehungen zu anderen Fischarten fand ich keine Publikationen ausser einem Artikel von GEDASCHKE (1971). Auch bei den Untersuchungsmethoden war ich auf eigene Überlegungen angewiesen, da auch keine Arbeit über das Schwarmverhalten von Salmlern vorlag.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. G. Pilleri, Direktor des Hirnanatomischen Institutes, Bern, meinen aufrichtigen Dank dafür aussprechen, dass er mir den Arbeitsplatz und die notwendigen Geräte zur Verfügung gestellt hat. Ebenfalls herzlich danken möchte ich Herrn Dr. J. Géry für die Artbestimmung und die Zusendung seines Manuskripts. Herr R. Honegger hat mir freundlicherweise Auskünfte über die Fortpflanzung erteilt und einen Schwarm Jungfische überlassen. Ergänzende Informationen verdanke ich Herrn Warmbrodt vom Tierpark Bern.

1. SYSTEMATIK

Serrasalmus nattereri (Kner, 1860) [1] ist eine Art aus der Unterfamilie Serrasalminae, die mit den zwei Unterfamilien Catoprioninae und Myleinae die Familie der Serrasalmidae bildet. Die Familie gehört zur Unterordnung der Characoidei, welche ihrerseits der Ordnung Ostariophysi untersteht (GÉRY, 1969).

[1] Wie uns Herr Dr. J. Géry mitteilte, war es ihm nicht möglich, ohne Angabe des Fangortes eine absolut sichere Bestimmung der Art vorzunehmen. Es besteht zumindest auch die Möglichkeit, dass es sich bei den untersuchten Exemplaren um *S. notatus* (nur in Venezuela verbreitet) oder um *S. ternetzi* (Paraguay) handelt.

Die Untergattung *Taddyella* scheint die aggressivste innerhalb der vier Untergattungen *Pygopristis*, *Pristobrycon*, *Serrasalmus* und *Taddyella* zu sein, die zusammen die einzige Gattung *(Serrasalmus)* der Familie der Serrasalmidae ergeben. Die Gattung *Serrasalmus* wird im Volksmund und in der Eingeborenensprache einfach mit „Piranha" (= span.) bezeichnet. In älteren Abhandlungen wird in diesem allgemeinen Sinne auch öfters der Name „Piraya" verwendet.

Die einzelnen *Serrasalmus*-Arten sind schwer zu unterscheiden und *in vivo* kaum zu bestimmen. Für die ganze Untergattung *Taddyella* gelten folgende äusserlichen Hauptmerkmale (Taf. I, A):

— Allgemein kräftiger Körperbau; Körper höher als breit, gleicht in der Seitenansicht annähernd einem Rhombus.

— Die Kopfpartie kann bis zu einem Drittel der Körperlänge einnehmen; Augen relativ gross; Gebiss sehr stark entwickelt, von wulstförmig vorgeschobener Unterlippe verdeckt, Maul leicht oberständig; deutlich ausgeprägte Riechgruben.

— Kräftige Schwanzflosse (Sprinter); Afterflosse schräg aufwärts führend, längsgezogen, schmal; Rückenflossenansatz ungefähr in der Mitte der Rückenlinie; Fett- und Bauchflossen schwach entwickelt, Brustflossen relativ grossflächig (Erhaltung des Gleichgewichts).

— Geschlechter äusserlich nicht unterscheidbar.

2. Vorkommen und Verbreitung

Die Piranhas sind ausschliesslich in Südamerika beheimatet, dort aber im ganzen Amazonas-Stromgebiet vertreten. Man findet *Serrasalmus nattereri* sowohl in den Flussarmen, als auch in Lagunen, oft in unmittelbarer Nähe menschlicher Siedlungen. Die Fische können in grossen Schwärmen zu mehreren Hundert oder gar Tausend Exemplaren auftreten. Dank der starken Dezimierung des Kaimans (eines ihrer wenigen natürlichen Feinde) ging die Zahl der Piranhas z. B. in den brasilianischen Flüssen stark zurück (Fittkau, 1970). Vermutlich folgte auf eine anfänglich rapide Zunahme der Fisch- und damit auch der Piranhabestände, ein plötzlicher Zusammenbruch (ökolog. Kollaps), worauf die noch zahlreich vorhandenen Sägesalmler auf neue Nahrungsquellen ausweichen mussten. Sie traten infolge der Abfallansammlungen in der Nähe menschlicher Siedlungen in Massen auf und wurden so auch für den Menschen gefährlich. Daraufhin wurde versucht, sie mittels chemischer Giftstoffe auszurotten und damit wurde das biologische Gleichgewicht noch stärker beeinträchtigt. Neuerdings sollen nordamerikanische Fische („black bass") ausgesetzt worden sein (Sacase, 1971), von denen man hofft, dass sie die Piranhas dezimieren möchten. Es sollte bei derartigen

Versuchen jedoch beachtet werden, dass ein Verschwinden der Piranhas mit grösster Wahrscheinlichkeit nicht ohne schwere Folgen für die brasilianischen Gewässer sein wird.

3. Natürliches Habitat

Serrasalmus nattereri der Flüsse und Lagunen bewohnt, scheint keinen der drei von Sioli (1965) aufgestellten Flusstypen (Klar-, Schwarz- und Weisswasser) besonders zu bevorzugen. Die Gewässer sind verhältnismässig arm an Nährstoffen (knapper Kreislauf) und dementsprechend fehlt es auch an besonders reichlichem Pflanzenbewuchs (Sioli, 1968; Fittkau, 1970). Überhängende Uferpartien werden wahrscheinlich als Standplatz besonders bevorzugt; daher das plötzliche Auftauchen grosser Schwärme von Piranhas in einem scheinbar fischleeren Fluss.

4. Fortplfanzung (s. auch Géry, 1969, S. 86-88)

Die Zucht und Aufzucht von *Serrasalmus nattereri* ist bereits in Cincinnati (Zahl, 1970) und in Zürich (Honegger, 1971) gelungen. Honegger gibt an, dass die Tiere Brutpflege betreiben. Dem Ablaichen sollen z.T. heftige Beissereien vorausgehen. Am Ende des Dottersackstadiums (4. Lebenstag) hatten die Jungen eine Länge von 7—8 mm. Im 8. Altersmonat massen die grössten Exemplare 12 cm. Nach dem 2. Monat stellte Honegger zunehmenden Kannibalismus fest.

5. Krankheiten

Nach meinen bisherigen Erfahrungen, die auch von Zoos (Frankfurt, Tierpark Bern) bestätigt wurden, scheint *Serrasalmus nattereri* immun zu sein gegen jegliche Art von Pilzerkrankungen, sowie Flossenfäule und Augenmycose. Unsere 14 Exemplare schwimmen jetzt gegen 1½ Jahre lang in einem stark verpilzten Becken, wurden jedoch auch bei Bissverletzungen nie von Krankheiten befallen. Sogar die Verfütterung von verpilzten Fischen hat ihnen nie geschadet. In einer Zoohandlung waren Sägesalmler zu sehen, welche grosse Bissverletzungen von Artgenossen aufwiesen, die dennoch ohne Verpilzungen relativ rasch zuheilten. Diese Immunität weist, wie übrigens auch das Fressverhalten, auf die wichtige Rolle hin, die diese Fische im ökologischen System spielen. Ihre Funktion als „Gesundheitspolizei“ der amazonischen Süsswässer findet auch im Meer eine Parallele in den räuberischen Haien. Ebenso wie diese scheint der Piranha auf dem Fleischsektor Allesfresser zu sein, denn er frisst sowohl lebendige als auch tote Fische und Säugetierfleisch. Als solche nehmen sie, wie schon erwähnt, bei der Erhaltung des biologischen Gleichgewichts eine sehr wichtige Stellung ein. Wenn die Bestände übermässig anwachsen oder sich verringern, so deutet dies,

wie in Amazonien, auf eine Störung dieses Gleichgewichts hin. Durch unzweckmässiges Eingreifen des Menschen (Ausrottung der natürlichen Feinde, Anhäufung von Abfallstoffen und die sich daraus ergebenden Folgen für den Fischbestand) ist heute die gesamte Flussfauna und -flora Südamerikas in unmittelbarer Gefahr (Sioli, 1968; Fittkau, 1970).

EIGENE UNTERSUCHUNGEN

Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf Studien an einem Schwarm von 14 Exemplaren der Art *Serrasalmus nattereri.* Das Becken hat einen Inhalt von ca. 2000 l und misst 3,8 × 0,9 × 0,7 m. Das Wasser wird über einen Kreiselpumpenfilter (Eheim für 500 l) gefiltert, belüftet und auf einer Temperatur von 23—27° C gehalten. Die Beleuchtung besteht aus vier 40-Watt Leuchtstoffröhren, davon zwei Spezialröhren für üppigen Pflanzenwuchs. Das Wasser suchten wir durch Ansäuerung über Torf (Geisler, 1964) im pH-Bereich von 5,5—6,5 zu halten. Die Karbonathärte liegt um 0,35—3,0° dH.

Die Beckeneinrichtung setzt sich im Wesentlichen aus dem geschichteten Bodengrund (Torf- und Sandschicht) sowie einigen Granitplatten und Wurzeln zusammen, die etwa mangrovenartig angeordnet sind und den Fischen Deckung bieten. Das Becken erhält auf der einen Hälfte am späten Nachmittag im Durchschnitt etwa eineinhalb Stunden lang direkte Sonnenbestrahlung. Pflanzen wurden mit Absicht nur solche aus dem Amazonas-Gebiet eingesetzt (*Bacopa*, *Echinodorus*, *Vallisneria*), hielten aber im Grossen und Ganzen nicht sehr lange, sondern wurden trotz häufiger Reinigung von Schimmelpilzen oder Blaualgen überwuchert und faulten ab. Es ist zu empfehlen, aus Rücksicht auf die Pflanzen für den Bodengrund an Stelle des Sandes gröberen Quarzkies zu verwenden.

Das grösste Problem in Bezug auf die Erhaltung gesunden Wassers war die Entfernung überschüssiger Stoffwechselendprodukte wie Ammoniak, Nitrit und Nitrat. Die einzige wirklich befriedigende Lösung ist das teilweise Ersetzen des Beckenwassers durch aufbereitetes Frischwasser; das ist trotz der hohen Herstellungskosten von destilliertem Wasser immer noch billiger als dauernde Filterung über Aktivkohle. Gute Resultate erzielten wir immerhin bei Filterung über eine Aktivkohle der Firma „Techfina" in Genf (Pittsburgh Activated Carbon). Gefüttert wurden meist tote Weissfische.

6. Wachstum

Im März 1970 setzten wir 10 Piranhas von ca. 6 cm Länge (Bezugsort: Zoo Zihler ZH) in ein 200 l Becken. Nach etwa einem Monat wurden sie ins grosse Becken übersiedelt. Anfangs waren die Tiere sehr scheu und versteckten sich in

den unmöglichsten Stellungen unter Steinen und hinter Wurzeln. Erst im Laufe mehrerer Wochen wurden die Fische zutraulicher. Typisch für den Schwarm von Jungtieren ist die fehlende Schwarmordnung. Ebenso war im Wachstum ein deutliches Nachlassen der der Jugendform eigenen Aktivatät, die sich in ständigen Stellungswechseln äussert, festzustellen. Das Wachstum war zudem durch folgende Körper- und Farbveränderungen charakterisiert:

— Wachstum um 6—7 cm (von ca. 6 cm auf ca. 12—13 cm) in 3 Monaten.
— Die wulstförmig vorgeschobene Unterlippe, bei den Jungtieren kaum festzustellen, ist erst ab einer Körperlänge von 10—13 cm ausgeprägt.
— Die deutliche Jugendfärbung (schwarze Punkte auf den Flanken, rot und schwarz gerandete Flossen, bes. die Schwanzflosse, Abb. 1) geht im Laufe

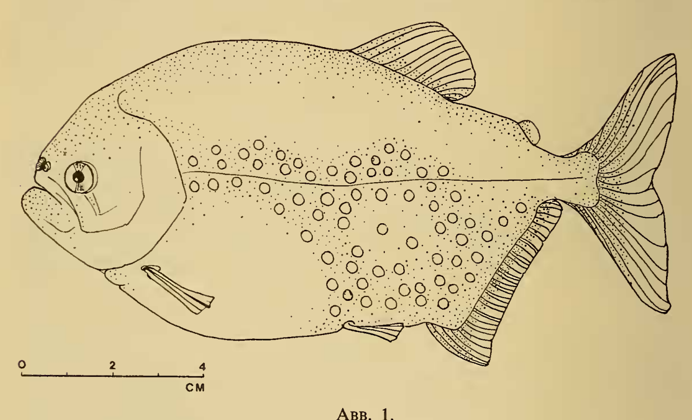


Abb. 1.

Serrasalmus nattereri, Jungtier.

des Wachstums stark zurück und weicht einer einheitlichen, silbergrauen Färbung mit dorsalen Glimmerpartien. Bei Geschlechtsreife erscheint die ganze Bauchpartie in einem rötlichen Schimmer.

Am 19. Juni 1970 setzten wir vier weitere Piranhas von 6 cm Länge zu den 10 bereits vorhandenen, zu diesem Zeitpunkt etwa 10—13 cm langen Exemplaren, worauf sich die vier erstaunlich schnell in die Schwarmordnung einfügten. Weitere 3 Monate später hatten sie beinahe dieselbe Grösse erreicht wie die Alteingesessenen. Dies entspricht einer Grössenzunahme von 9 cm in 3 Monaten.

Die Stärke des Wachstums hängt natürlich von der bereitgestellten Nahrungsmenge ab. In der obengenannten Wachstumsperiode hingen ständig Futterfische im Becken.

7. Schwimmverhalten

Das Schwimmverhalten verändert sich in wesentlichen Punkten während des Wachstums: das allgemein nervöse und schreckhafte Schwimmverhalten bei eingewöhnten Jungtieren ändert sich bei adulten Tieren in der Weise, dass der Schwarm allmählich feste Schwarmformationen annimmt und häufiger über längere Zeit hinweg am gleichen Ort „steht". Bei jungen Tieren waren keine oder nur kleine, höchstens 3 Stück zählende, temporäre Verbände zu beobachten.

Die Schwimmweise jedoch ist bei Jungtieren und Elterntieren kaum verschieden. Hauptantriebsorgan ist die Schwanzflosse. Richtungsänderungen erfolgen durch koordinierte Schläge der Brustflossen und kräftige Flossenschläge aus der Schwanzwurzel heraus, so dass Anderungen der Bewegungsrichtung meist ruckartig vor sichgehen. Brust-, Rückenflossen und die Bauchflossen, die sehr schwach ausgebildet sind (Kennzeichen frischwimmender Fische), dienen der Erhaltung des Gleichgewichts. Partialschwingungen der Aussenpartien der Schwanzflosse tragen ebenfalls dazu bei. Die relativ grossflächige Afterflosse ermöglicht eine gute Richtungsstabilität beim Schwimmen (Seitenflächenvergrösserung). Schon die Tatsache, dass der grösste Teil der Flossenfläche auf das hinterste Körperdrittel konzentriert ist, weist darauf hin, dass die Piranhas, vergleichbar dem einheimischen Hecht, eindeutig zu den Sprintern unter den Fischen zu zählen sind. Die Fähigkeit zu kurzzeitiger beträchtlicher Beschleunigung korreliert mit einer ausgesprochen heftigen Schreckreaktion. Die Atemtätigkeit scheint im Vergleich mit anderen Fischen überdurchschnittlich rege zu sein. Diesen Punkt habe ich jedoch noch nicht weiter verfolgt.

Beim Schwimmen verkürzen sich die Abstände zwischen den Atembewegungen beträchtlich.

8. Orientierung, Sinneswahrnehmung

Rein äusserlich stellt man fest, dass Augen und Geruchsorgane sehr gut ausgebildet sind. *Serrasalmus nattereri* dürfte jedenfalls zu den Makrosmaten unter den Fischen zu zählen sein (v. Frisch, 1941). Wie weit auch der Geschmackssinn beim Auffinden von Futter ausschlaggebend ist, muss noch untersucht werden.

Die optische Reaktion ist ausserordentlich differenziert. Bei Jungtieren (ca. 7 cm) lag die Fluchtdistanz bei optischen Reizen um ca. 2—2,5 m bei seitwärts bewegtem, grossem Gegenstand und ca. 1,5 m Distanz bei Annäherung eines unbewegten grossen Gegenstandes. An 20—23 cm langen Exemplaren, die für den beschränkten zur Verfügung stehenden Raum als adult angesehen werden können, beobachtete ich eine Fluchtdistanz von ungefähr 3 m bei hastigen

Armbewegungen. Bemerkenswert ist, dass sich die Fische an die weissen Mäntel die im Institut getragen werden, gewöhnt haben. Im weissen Mantel lässt sich ohne weiteres nahe am Aquarium vorübergehen oder den Fischen beim Fressen zuschauen, ohne dass diese Angst zeigen. Bei Annäherung in dunkler Kleidung jedoch, setzt die Fluchtreaktion schon früh ein. Es wird noch zu untersuchen sein, ob die Fische die Unterscheidung nach Helligkeitsstufen oder Farbunterschieden vornehmen. Tote Futterfische scheinen in erster Linie optisch geortet zu werden. Bei lebendigen Fischen besteht noch die Möglichkeit, dass Druckschwingungen vor allem ausschlaggebend sind. Zumindest bemerkenswert finde ich den Umstand, dass bei *Serrasalmus nattereri*, der meist im trüben Wasser lebt, der optische Apparat so gut entwickelt ist.

Dass die Fische auf Druckschwingungen empfindlich sind, zeigt sich besonders beim Fressen (s.d.), aber auch bei Druckstössen die entstehen, wenn man auf den Boden klopft. Solche Störungen lösen schon bei sehr niedrigem Reizpegel Fluchtreaktionen aus. Nach Markl (1971) besitzt *Serrasalmus nattereri* einen Schwimmblasenmechanismus mit dessen Hilfe er Trommellaute erzeugt, wenn man ihn festhält. Die biologische Bedeutung der Schallerzeugung konnte noch nicht geklärt werden. Markl vermutet jedoch eine Funktion im Fortpflanzungs- oder Brutpflegeverhalten. Bei eigenen Versuchen mit Hydrophon und Aufnahmegerät wurde bei freischwimmenden Fischen in keinem Fall Schallerzeugung festgestellt.

9. Fressverhalten

Einige Beobachtungen an Jungtieren weisen auf eine geruchliche Ortung der Beute hin: Das Becken in dem gefüttert wurde, war an eine Eheim-Kreiselpumpe angeschlossen, so dass eine kontinuierliche Wasserströmung entstand. Sobald mittels einer Pipette ein wenig Trockenfutterlösung eingebracht wurde, stellten sich die Fische gegen die Strömung und versuchten die Geruchsquelle zu finden.

Grössere Tiere, an denen die meisten Beobachtungen vorgenommen wurden, zeigten schon kurze Zeit nach Einhängen toter Futterfische eine deutlich gesteigerte Nervosität, die sich schliesslich bis zu Bissversuchen steigerte. Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass *Serrasalmus nattereri* seine Beute sowohl optisch, als auch geruchlich (geschmacklich?) zu orten vermag. Inwiefern Druckschwingungen, die von der Schwanzflosse eines Fisches erzeugt werden, zu dessen Auffinden beitragen, muss noch experimentell ermittelt werden. Bezeichnend ist die Tatsache, das die Piranhas unter geeigneten Umweltsbedingungen, d.h. wenn im bewohnten Lebensraum keine unnatürlich grosse Populationsdichte herrscht und genügend Futter vorhanden ist, nur Fische angreifen, die sich nicht normal verhalten.[1] So

[1] Bestätigt die Angabe von Gedaschke, zit. Géry, 1969.

schwamm z.B. monatelang ein Schwarm Karpfen im selben Becken wie die Piranhas. Die Karpfen wurden nie massiv attackiert; sie konnten den Sägesalmlern buchstäblich in einer Entfernung von 10 cm „vor der Nase umherschwimmen". Allerdings wurden von einzelnen Piranhas immer wieder kurze Ausfälle auf Karpfen gemacht, die sich zu nahe herangewagt hatten. Diese Jagdausflüge, die zumeist in den Aktivitätsperioden vor den Fressenszeiten vorkamen, wurden jedoch stets abgebrochen, wenn der Karpfen normale Fluchtreaktion zeigte. Erst nach Erreichen einer gewissen Körperfülle, die Länge der Fische betrug zu diesem Zeitpunkt meist etwa 13 cm, und dem Verlust der Wendigkeit, die vonnöten war, um den Einzelausfällen zu entgehen, wurden die Karpfen Opfer der Fresslust ihrer Beckengenossen (Taf. II, A, B). Über 3 Monate lang hielt sich auch ein Schwarm junger Rotfedern im Becken (7 Ex.), ohne attackiert zu werden.

Sobald jedoch ein Aalet eingebracht wurde, der infolge raschen Temperaturwechsels Gleichgewichtsstörungen zeigte, attackierten die Salmler innert kürzester Frist.

Die Angriffe werden stets auf die hintere Körperpartie des Opfers und dessen Flossen geführt, vermutlich um es gerade zu Beginn seiner Schwimmfähigkeit zu berauben. Es ist bemerkenswert, dass die Fische beim Fressen immer sehr vor sichtig vorgehen. Ein 150-W Scheinwerfer, in einiger Entfernung vom Aquarium aufgestellt, hinderte die Tiere einen ganzen Nachmittag lang daran, tote Futterfische anzugehen.

Bei dem beobachteten Schwarm in klarem Wasser und bei normal beleuchtetem Becken, kann keine Rede sein von blindwütigen Attacken auf jegliches Getier, wie es den Piranhas häufig nachgesagt wird. Es wird natürlich zu untersuchen sein, inwiefern sich dieses Verhalten ändert, wenn der Schwarm mehrere Hundert oder gar Tausend Tiere umfasst, die sich in unsichtigem, trübem Wasser befinden.

Bei unseren Tieren waren vor der eigentlichen Attacke immer einige Scheinangriffe zu beobachten, die offenbar der Erniedrigung der Reizschwelle für den Angriffsmechanismus dienen. Die Zahl der Scheinangriffe kann sehr stark variieren und hängt von den momentanen Umweltsbedingungen ab (Störpegel, Wetter, etc.).

Die eigentliche Attacke erfolgt durch ein einzelnes Tier, nach dessen erstem Biss die Schwarmgenossen nachziehen. Zudem fressen die Sägesalmler nie miteinander, sondern stets nacheinander, was dem Bewegungsablauf das Aussehen eines Karussellspieles gibt, da die Vorderen sich nach dem Biss den Hinteren wiederum anschliessen. Der Erstbiss scheint hier also die Rolle des Auslösers für den Angriff der übrigen Tiere zu spielen. Futterneid war gegenüber den Schwarmgenossen nicht festzustellen.

Pro Attacke wird von den Piranhas nur *ein* Fisch angegriffen, auch wenn am selben Haken noch weitere Fische hängen. Die Dauer einer Attacke liegt

zwischen 5 und etwa 20 sec, oder mehr, wenn die Fische besonders Hunger haben die Bissdauer beim einzelnen Tier um 2 sec.

In einem Tag werden von 14 zwischen 19 und 23 cm langen Piranhas (Wachstumsperiode) ca. 3 Fische von 15 cm Länge bewältigt.

Angebracht finde ich an dieser Stelle den Vergleich der Angriffsart mit derjenigen der Haie oder besser noch der Barrakudas. Wir finden hier dieselbe zögernde Unsicherheit vor dem Angriff und dieselbe Unberechenbarkeit des Zeitpunktes des Angriffs (Eibl-Eibesfeldt, 1964).

Es hat sich gezeigt, dass unsere Piranhas den ganzen Tag über zum Fressen bereit waren, die Fresslust jedoch am Morgen zwischen 8 und 9 Uhr und am Nachmittag zwischen 16.30 und ca. 17.30 ein deutliches Maximum aufweist. Diese Tatsache, auf die schon Bellamy (1968) hingewiesen hat, lässt sich eventuell auf täglich wiederkehrende Schwankungen im Hormonhaushalt oder des Glukosespiegels im Blut zurückführen (Bellamy). Diese Maxima scheinen mit den Schwerpunkten der Tagesaktivität zusammenzuhängen, was den Anlass gab, die Aktivitäts- und Ruheperioden zu untersuchen.

10. Aktivitäts- und Ruheperioden

Die Dauer und Häufigkeit der Aktivitätszeiten liess sich leicht feststellen, indem man mit der Stoppuhr diejenigen Perioden im Tagesablauf mass, in denen der Schwarm in Ruhe war, d.h. die Fische keine Standortswechsel vornahmen. Dieses Verfahren liess sich kombinieren mit der Ermittlung der Schwarmformationen und der Stellungen bestimmter Tiere innerhalb des Schwarms.

Voraussetzungen:

— Die *Ruheperiode* ist eine Zeitspanne, in der die Schwarmordnung stabil ist, d.h. die Fische auf ihren Standplätzen „stehen".

— Die *Aktivitätsperiode* wird eingeleitet durch einen auf Drohen erfolgten Standortswechsel. Es ist keine feste Schwarmformation mehr vorhanden.

Vorgehen:

1. Stoppen eines ganzen Tagesablaufes (8—18 Uhr) mit der Uhr.
2. An mehreren folgenden Tagen wiederholtes Stoppen während einer bestimmten, gleichbleibenden Tageszeit zur Untersuchung der Konstanz der gemessenen Werte in kleineren Zeiträumen.
3. Periodische Untersuchungen zu bestimmten festen Tageszeiten über einen längeren Zeitraum hinweg (Veränderlichkeit der Aktivitätsschwerpunkte mit dem Wachstum).

4. Dabei werden zusätzlich immer Schwarmschema (Stellung der Einzeltiere im Schwarm während der Ruheperioden), räumliche Schwarmteilungs verhältnisse und sonstige Beobachtungen wie Umweltsbedingungen, Fütterungszeiten etc. notiert.
5. Auswertung und Diagramme.

Resultate:

1. Aus der Beobachtung ging deutlich hervor, dass zumindest die durchschnittliche Dauer der Ruhe- und Aktivitätsperioden stark von den Aussenbedingungen (Sauerstoffgehalt) abhängt.

   An einem Tag wurde von den Fischen jegliche Störung ferngehalten, an weiteren Tagen jedoch bei normaler Störungsintensität (das Becken steht in einem Raum in dem noch andere Tiere untergebracht sind) gestoppt. Am

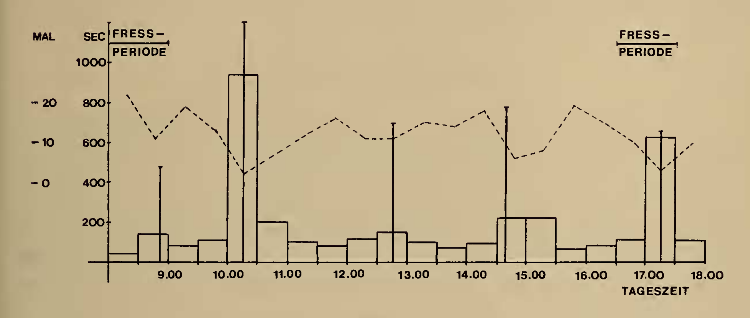


ABB. 2.

Diagramm der Ruhe- und Aktivitätsperioden (Versuchsergebnis vom 7.4.71).
Mittelwerte der Ruhedauer in Intervallen von 30 min.
T: Spitzenwerte. Mal: Anzahl Ruheperioden in 30 min.

„störungsfreien" Tag ging die Dauer der Ruhepausen massiv in die Höhe, sie war fast doppelt so lang wie an normalen Tagen, während die Verteilung von Ruhe- und Aktivitätsperioden nahezu dieselbe blieb.

2. Mit fortschreitendem Wachstum war eine Tendenz in Richtung Verlängerung der mittleren Dauer der Ruheperioden festzustellen.
3. Mit grosser Regelmässigkeit erfolgte ca. alle 2—2½ Stunden eine überdurchschnittlich lange Ruhepause, die meist eine Dauer von 10—15 min aufwies, sich aber in seltenen Fällen auch bis 20 min ausdehnte. Jeder längeren Ruhepause folgte in der Regel eine rege Aktivitätsperiode (Abb. 2).

Diese Versuchsergebnisse wurden qualitativ durch Beobachtungen und sporadische Messungen an weiteren Tagen, bei üblichem Störpegel, bestätigt.

Aus dem Diagramm (Abb. 2) ist ersichtlich, dass den bevorzugten Fressperioden morgends und abends stets eine Periode relativ hoher Aktivität vorausgeht. Auch wenn die Fische nicht gefüttert wurden, traf die Aktivitätsperiode zur üblichen Zeit ein. Den bevorzugten Fresszeiten folgten meist besonders lange Ruhepausen.

Die Aktivitätsperioden vor den Fütterungszeiten zeigen einen qualitativen Unterschied zu den übrigen A.p.; Ausfälle und Drohungen richten sich nicht gegen Artgenossen, sondern häufiger gegen im Becken vorhandene fremde Fischarten, vor allem die Futterfische, oder wandeln sich in nervöses, zielloses Umherstreifen. Bei Aktivitäten zwischen den Fresszeiten handelt es sich jedoch meist um Rangstreitigkeiten. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass bei gefangen gehaltenen *Serrasalmus nattereri* ein recht strenger Wechselrhythmus der Aktivitäts- und Ruheperioden besteht.

11. Lernfähigkeit und Ortskenntnis

Die beobachtete Piranha-Art ist imstande, sich ihre Umgebung mindestens kurzfristig einzuprägen. Schon geringfügige Anderungen in und ausserhalb des Aquariums bewirken eine über längere Zeit hinweg andauernde Angstreaktion. Die Fische hatten sich an den Futterplatz in der linken Hälfte des Beckens gewöhnt. Schwarmstandort war zu jener Zeit die rechte Beckenhälfte. Als nun die Futterfische in die rechte Hälfte umgehängt wurden, wechselten die Salmler ihren Standort und wagten sich erst nach einem relativ langen Zeitraum wieder in die rechte Hälfte des Aquariums. Auch wenn sonst etwas an der Beckeneinrichtung geändert, z.B. die Wurzeln umgeschichtet wurden, auch wenn dies in nur geringfügigem Masse geschah, veränderte sich das Verhalten der Fische. Die Schwarmordnung war auf diese Weise leicht zu beeinflussen, ebenso kam es vor, dass der Ruhe-Aktivitätsrhythmus gestört wurde.

Das Knacken und die Bewegung beim Einschalten eines Tonbandgerätes hinderte die Tiere überhaupt daran, die Futterfische anzugehen. Die Zahl der vorzeitig abgebrochenen Angriffe war unverhältnismässig hoch. Deutlich konnte ich beobachten, dass das Auslösetier beim zweiten und bei den folgenden Versuchen schon vor dem Einschalten des Tonbandgerätes mit grösserer Vorsicht vorging als sonst üblich war. Schon erwähnt wurde, dass eine Gewöhnung an weisse Arbeitskleidung erfolgte.

Da für die genauere Untersuchung der Lernfähigkeit einige interessante Anhaltspunkte gegeben sind, wäre eine experimentelle Studie zu begrüssen.

12. Soziale Ordnung, Schwarmgefüge, Territorium

Aus den Versuchen zur Ermittlung der Aktivitätsperioden ging hervor, dass innerhalb des Schwarmes eine bestimmte Ordnung besteht, die sich aber im Laufe der Zeit verändert. Die Einzeltiere formieren sich in einer Weise, die sich aus der Rangordnung ergibt, zum Schwarm. Es ist stets eine Hauptachse erkennbar, nach der sich die Fische, die sich im Schwarmkern befinden, ausrichten.

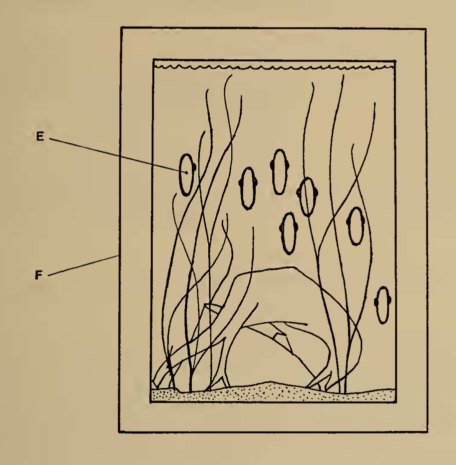


Abb. 3.

Stellung des „Einäugigen" zum Schwarm.
F: Frontscheibe.

Stellungswechsel ergeben sich bei Drohungen und Rangkämpfen. Dazwischen finden sich Ruheperioden, in denen das Schwarmgefüge stabil ist.

Die Schwarmordnung scheint im Aquarium optisch determiniert zu sein. Einen Anhaltspunkt dazu lieferte die Tatsache, dass ein einseitig blindes Exemplar sich stets in einer Stellung zum Schwarm befand, in der es diesen mit seinem einen Auge überblicken konnte (Abb. 3).

Der Schwarm als Ganzes beansprucht ein Territorium, das sich aus der Beckeneinrichtung ergibt.

Die Fische gruppierten sich vor allem um Wurzeln und Pflanzen. Dieses Territorium blieb über Monate hinweg dasselbe, wenn die Einrichtung des Aquariums nicht geändert wurde. In ca. halbjährlichen Abständen verschob

sich das Schwarmzentrum in der Horizontalen um 40—50 cm (Abb. 4). Der Abstand des Schwarmes vom Boden des Aquariums weist eine eigene Gesetzmässigkeit auf. Er ist variabel um ca. 20 cm während des Tages. Stets jedoch steht der Schwarm in einem Raum, der oben 20—25 cm unter der Wasseroberfläche und unten 25—30 cm über dem Boden abschliesst. Im allgemeinen steht der Schwarm nachmittags tiefer als am Morgen und ist mehr in die Länge gezogen. Kurz vor und nach dem Füttern sowie bei starker Erregung sind die Fische meist dicht über dem Bodengrund anzutreffen. Es ist bemerkenswert, dass eine ähnliche Verteilung im Raum schon bei Jungfischen derselben Art beobachtet worden ist (Honegger, 1971).

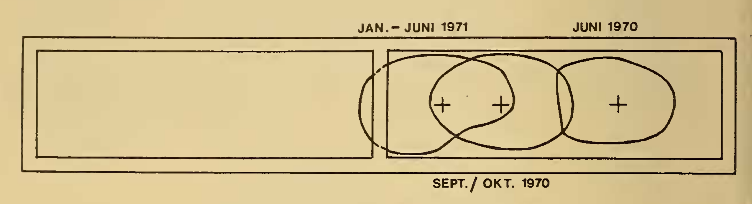


Abb. 4.

Verschiebung des Schwarmterritoriums (Schwarmzentrum). Aufsicht.

Das Gesamtterritorium des Schwarmes wird nur in Schwarmformation eingehalten. Sobald diese gestört ist, z.B. in einer Aktivitätsperiode oder während einer Attacke, sind die Fische nur noch schwach daran gebunden. Eine Verteidigung dieses Territoriums gegenüber den Karpfen war nicht festzustellen.

Da die Sägesalmler typische Schwarmfische sind, ist die Individualdistanz relativ gering. Die Abstände zwischen den einzelnen Tieren sind aber keineswegs überall gleich, sondern in der Schwarmmitte geringer als in dessen Aussenpartien. Wie weit die Distanzen von den Rangstufen der Fische abhängen, ist noch unklar.

Das Kampfverhalten ist einzuteilen in Bewegungsweisen bei Kämpfen zwischen gleichstarken Gegnern und ungleichstarken Gegnern. Die Bewegungsweisen im Kampf gleichen denjenigen mancher Cichliden (Voss, 1970), (Abb. 5).

Die Kampfform beim Eindringen eines ranghöheren Fisches in den Individualraum eines schwächeren Nachbarn, ist deutlich unterschiedlich zu der Angriffsform bei Kämpfen zwischen den Individualräumen („Grenzkampf"). Erstere Kampfform besteht meist darin, dass das ranghöhere das rangtiefere Tier direkt und beschleunigt anschwimmt. Wenn der Angegriffene nicht sofort die Flucht ergreift, kommt es unweigerlich zu Bissverletzungen. Bei annähernd gleichstarken Gegnern kommt es häufig zu einer dem „Pressen" (Bluem, 1968; Apfelbach und Leong, 1970) ähnlichen Kampfform, welche am häufigsten in der Nähe des Schwarmzentrums auftritt. Abbildung 5 veranschaulicht die Stellung der beiden

Gegner zueinander. Schaukelnde Bewegungen senkrecht zur Körperachse ausführend, drehen sich die Fische umeinander herum. Die Bewegungen werden sehr rasch ausgeführt. Die Kampfdauer beträgt meist nur wenige Sekunden. Interessant ist, dass die Bisse immer nur auf die Randpartien des Körpers geführt werden. Es traten demzufolge nur regenerierbare Flossendefekte und keine ernsthaften Verletzungen auf. Die Drohung kommt bei beiden Kampfformen vor und besteht lediglich in einem mehr oder minder heftigen Schwanzschlag in Richtung des Gegners („Stärkebeweis"). Maulkampf bzw. andere Kampfformen konnte ich bis jetzt nicht beobachten.

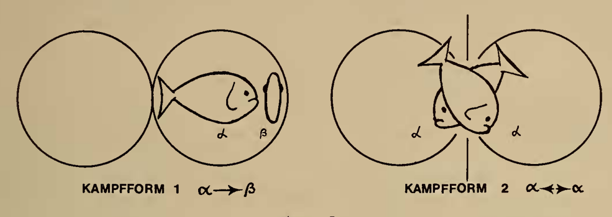


ABB. 5.

Schema: Kampfformen
α ranghöheres Tier
β rangtieferes Tier

Das Schwarmgefüge habe ich über einen Zeitraum von 5 Monaten untersucht. Es ergab sich, dass die Schwarmordnung in dieser Zeit eine Änderung erfuhr.

Vorgehen:

Wie erwähnt wurden

1. das Schwarmschema während der Dauer eines ganzen Tages aufgezeichnet und photographiert.
2. die Aufzeichnungen an mehreren folgenden Tagen zu bestimmter Tageszeit (11—12 Uhr, 17—18 Uhr) wiederholt. Der Zeitpunkt der Aufzeichnungen ist willkürlich gewählt.

Ergebnisse:

Der Schwarm lässt sich in Kern und Peripherie aufteilen. Die Kernzone stellt den stabilsten Teil des Schwarmes dar, während sich die Stellungen der Fische in den Randzonen des Schwarmes relativ leicht ändern können.

Schon während eines Tagesablaufes erwiesen sich einige wenige, häufig wiederkehrende Schwarmformationen als zeitlich besonders stabil.

Beispiel: In 129 Ruhestellungen während eines Untersuchungstages trat die häufigste Formation in 60% aller Fälle, die zweithäufigste in 10% aller Fälle auf.

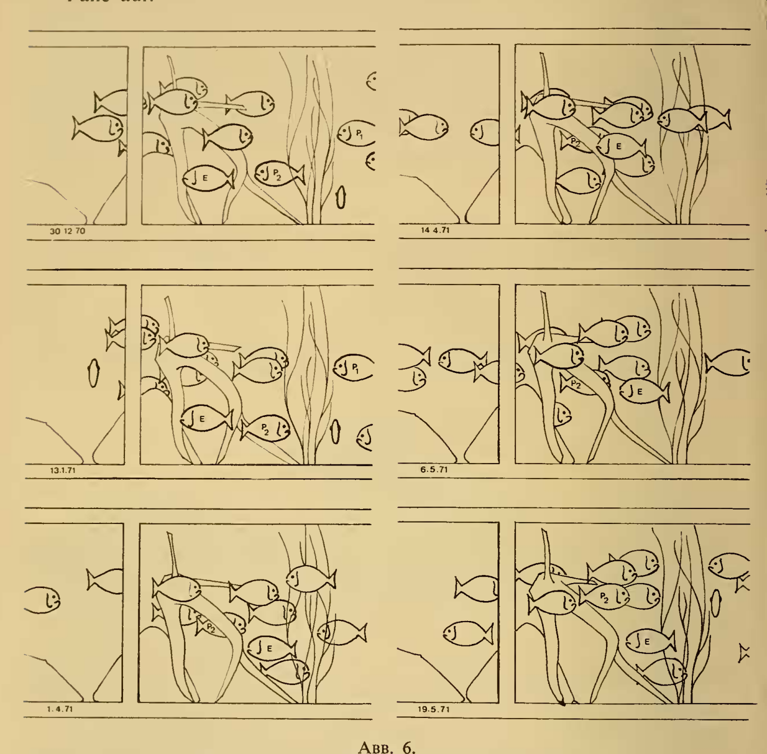


Abb. 6.

Veränderung der Grundformation während 5 Monaten.
E: Einäugiger, P1, P2: grösste Exemplare.

Während der Untersuchung habe ich die Stabilität einer Formation als Mass für deren Ordnungsgrad gewertet und daher in erster Linie die stabilen Formationen bei der Auswertung berücksichtigt.

Es schien jeweilen nur sehr wenige Schwarmformen zu geben, bei denen bestmögliche Ordnung herrschte. Wenn man die Schemas miteinander verglich, ergab sich, dass während eines Untersuchungstages meist nur eine Grundform auftrat und die übrigen stabilen Schwarmformen Varianten dieser einen Formation

darstellten. Die Varianten unterschieden sich von der Grundformation nur durch verschiedene Stellungen einzelner Fische an der Peripherie des Schwarmes. Diese Grundformation veränderte sich in den 5 Monaten merklich (Abb. 6).

Es war mir leider nicht möglich, die einzelnen Tiere zu markieren, da die Fische ohne starke Beschädigung des Beckenaufbaus nicht herauszufangen waren. Dieser Mangel wurde jedoch teilweise dadurch kompensiert, dass die einzelnen Fische an ihren spezifischen Stellungen im Schwarm kenntlich waren. Für genauere Untersuchungen ist eine Markierung unumgänglich.

Zur Zeit ist noch nicht zu entscheiden, ob das Auslösetier einer Attacke bei jedem Schwarmangriff dasselbe ist und ob es im Schwarm eine besondere Rangstellung geniesst.

13. Interspezifische Beziehungen

Die Piranhas spielen in den amazonischen Gewässern die wichtige Rolle des Abfallverwerters. Als solche stehen sie mit allen Tierarten, die den Fluss bewohnen, in direkter Beziehung.

a. Fremde Fische werden i.A. als Beute angesehen. Hingegen berichtete mir Herr Warmbrodt vom Tierpark Bern (1971), dass ein Wels, *Plecostomus commersoni* seit mindestens 5 Jahren mit einem Schwarm Piranhas (*Serrasalmus nattereri*) zusammenlebt und nie attackiert worden ist. Nochmals betont sie die Beobachtung, dass *Serrasalmus nattereri*, falls er nicht ausgehungert ist, nur Fische angreift, die sich nicht normal verhalten, d.h. deren Schwimmweise durch Krankheit etc. gestört ist. Wir hielten über Monate hinweg einen Schwarm Rotfedern und Karpfen mit den Piranhas zusammen, ohne dass jene ernsthaft attackiert worden sind (Taf. II, B).
b. Nach Pilleri (1969) gibt es keine Anhaltspunkte dafür, dass die Amazonas-delphine (*Inia geoffrensis*) von Sägesalmlern angegriffen werden.
c. Die Kaimane zählen zu den wenigen Feinden der Piranhas (Sacase, 1971). Wie sich Sägesalmler anderen Reptilien gegenüber verhalten, ist noch nicht untersucht.

   Honegger (Oct. 1971) berichtete mir, dass 8—10 cm lange Piranhas von der im selben geographischen Gebiet beheimateten Fischart *Arapaima gigas* (Länge ca. 1—1,5 m) im Aquarium gefressen worden sind.

Diskussion

Die Ergebnisse der Untersuchungen lassen einige Überlegungen zur Stellung von *Serrasalmus nattereri* im Ökosystem und Vergleiche mit anderen Fischarten zu. Angefügt sind einige kritische Überlegungen zur Aggressivität und „Blutrünstigkeit“ der Piranhas.

Die Tatsache, dass die Fische eine recht hoch entwickelte soziale Schwarmstruktur ausgebildet haben, war nicht ohne weiteres zu erwarten. Leider ist dieses Gebiet bei anderen Salmlern nicht untersucht, ein Vergleich also nicht möglich. Besonders eine vergleichende Untersuchung der Schwarmform bei Scheibensalmlern wäre zu begrüssen.

Aus welchen Gründen eine solch strenge Rangordnung erforderlich ist, lässt sich zur Zeit noch nicht beurteilen. Es ist jedoch nicht auszuschliessen, dass eine solche Ordnung nicht natürlich ist, sondern erst durch die speziellen Versuchsbedingungen die im Aquarium herrschen, wie übermässige Populationsdichte, konstant klares Wasser, festem Futterplatz, etc., geschaffen wurde. Bei Jungfischen (Nachzuchten) war keine ausgeprägte Ordnungsstruktur zu erkennen.

Die hohe Entwicklungsstufe des Geruchs-, wie auch des Gesichtssinnes legt die Vermutung nahe, dass sich der Fisch sowohl in trübem, als auch in klarem Wasser aufhält. Nachts war bei Jungfischen keine Fressaktivität festzustellen. Die Tiere schliefen knapp über dem Bodengrund.

Über Kampfformen bei anderen Salmlern ist mir keine Arbeit bekannt. Manche Bewegungsweisen sind denjenigen der Buntbarsche (Cichlidae) ähnlich (Schwanzschlag, „Pressen"), obschon jene zu den Salmlern keine systematische Beziehung aufweisen und die meisten Arten im Gegensatz zu *Serrasalmus nattereri* Einzelgänger sind.

Die weit verbreitete Meinung über die schrankenlose Blutrünstigkeit und Unersättlichkeit von *Serrasalmus nattereri* (Brehms Tierleben, 1964) bestätigte sich bei meinen Beobachtungen an Tieren in Gefangenschaft nicht. Es ist z.B. ohne weiteres möglich, mit blossen Händen im Becken zu hantieren, ohne dass die Fische die geringste Lust zur Attacke zeigen. Die Tiere jagen vielmehr in kopfloser Angst im Aquarium umher. Zu beachten ist jedoch, dass es sich bei den beobachteten Fischen um Nachzuchten handelt.

Zusammenfassung

Es wird eine allgemeine Übersicht über das Verhalten von *Serrasalmus nattereri* gegeben. Anschliessend werden die Beziehungen der Sägesalmler zum Ökosystem erörtert.

1. Die Sinneswahrnehmung ist hoch entwickelt. Dabei sind Gesichts- und Geruchssinn zugleich sehr gut ausgebildet.
2. Im Gegensatz zu der weit verbreiteten Ansicht, dass der Piranha als unersättlicher Räuber jegliches erreichbare Tier erjage (*Serrasalmus nattereri* soll eine der angriffslustigsten Arten sein), war festzustellen, dass die Tiere in Gefangenschaft sehr scheu sind. Beim Fressen geht *Serrasalmus nattereri* sehr vorsichtig

vor. Er attackiert nur Fische, die ein abnormales Schwimmverhalten zeigen. Meist werden also nur kranke und schwache Fische zu Opfern ihrer Fresslust. Ein Leittier führt den Schwarm bei der Attacke an. Der Fresstrieb ist bestimmten täglichen Schwankungen unterworfen, die mit den Aktivitätsperioden zusammenhängen.

3. Die Aktivität weist tägliche Schwerpunkte auf, die alle 2—2½ Std. eintreffen und von Ruheperioden abgelöst werden. Den Fresszeiten (zwischen 8 und 9 Uhr, 16.30 und 17.30) geht eine Zeit erhöhter Aktivität voraus.
4. Der Schwarm von *Serrasalmus nattereri* gliedert sich in strenger Rangordnung, die sich in den Stellungen der Einzeltiere im Schwarm ausdrückt. Das Territorium des Gesamtschwarmes wird besprochen und das Kampfverhalten mit demjenigen anderer Fische verglichen. Es wird gezeigt, dass die Schwarmordnung sich im Laufe der Zeit verändert.
5. Der Piranha nimmt im Ökosystem jene wichtige Funktion ein, die Haie und Barrakudas im Meer erfüllen.
6. Im selben Becken lebende Karpfen und Aalet (*Idus idus* L.) werden von nicht ausgehungerten Piranhas nicht attakkiert, falls sie normale Schwimmbewegungen zeigen.

Résumé

L'auteur s'est proposé de présenter une vue générale sur les structures du comportement de *Serrasalmus nattereri*. De plus, on fait quelques considérations sur les relations qu'ont les Serrasalmidae avec leur système écologique.

1. Le développement des sens est très bon. L'œil et l'olfaction sont bien développés l'un et l'autre.
2. Contrairement à l'opinion bien connue que les Piranhas soient des poissons carnassiers insatiables qui attaquent tous les animaux qu'ils peuvent atteindre (On dit que *Serrasalmus nattereri* est un des genres les plus agressifs), on a trouvé que les poissons sont très timides en captivité. Le Piranha est très prudent dans l'attaque. Il n'attaque que des poissons qui montrent un comportement anormal. Généralement ses victimes sont des poissons malades et faibles. Un poisson pilote conduit le banc à l'attaque. Leur envie de nourriture est soumise à des irrégularités quotidiennes qui dépendent de périodes où leur activité est augmentée.
3. L'activité a des points culminants pendant le jour: ils surviennent toutes les 2—2½ h. et sont suivis par des périodes de repos. Une période d'activité augmentée précède les temps où ils attaquent de préférence (entre 8 h et 9 h, 16.30 et 17.30).

4. La troupe de *Serrasalmus nattereri* s'organise dans un ordre de rang très précis qui s'exprime dans les positions des poissons particuliers dans le banc. On discute le territoire du banc entier. Le comportement de combat est comparé avec celui d'autres poissons. On montre que l'ordre de la troupe change avec le temps.
5. Le Piranha possède une fonction dans le système écologique qui est comparable à celle qu'ont les requins et les barracudas dans la mer.
6. Des carpes et des ablettes qui vivent dans le même aquarium ne sont pas attaquées par des Piranhas qui n'ont pas faim, quand elles montrent des mouvements de natation normaux.

Summary

A general view of the behaviour of *Serrasalmus nattereri* is given and the relations of *Serrasalmus nattereri* to the ecologic system are given.

1. The sense reception is well developed. Sight and sense of smell are also well developed.
2. Although it has always been said that the Piranha is an insatiable fish that tries to catch every animal in reach (*Serrasalmus nattereri* is said to be one of the worst species), we, on the other hand, found that these fishes were very shy in captivity. *Serrasalmus nattereri* is a very cautious feeder. It only attacks fishes that show an abnormal behaviour. For that reason, only ill and weak fishes are killed. One fish leads the school in the attack. The degree of voracity changes during the day. Its variability depends upon the daily periods of activity.
3. The activity reaches peaks every two to two and a half hours with periods of rest between. The feeding times (8.00—9.00 and 16.30—17.30) are preceded by a period of high activity.
4. The school of *Serrasalmus nattereri* is arranged in a strict order of precedence. This is made obvious by the exact position of each fish in the school. The Territory of the complete school is discussed and fighting behaviour is compared with that of other fishes (cichlids). The order of precedence within the school changes from to time.
5. In the ecologic system the Piranha takes the same important function as sharks and barracudas in the sea.
6. Carps and species of *Idus idus* (L.), which live in the same aquarium as the Piranhas, are not attacked if they swim normally and if the Piranhas are not starving.

LITERATUR

APFELBACH, R. und D. LEONG. 1970. Zum Kampfverhalten in der Gattung *Tilapia*. *Z. Tierpsychol.* 27: 98-107.

BELLAMY, D. 1968. Metabolism of the Red Piranha *(Rooseveltiella nattereri)* in relation to feeding behaviour. *Comp. Bio-chem. Physiol.* 25: 343-347.

BLUEM, V. 1968. Das Kampfverhalten des braunen Diskusfisches. *Z. Tierpyschol.* 25: 395-408.

Brehms Tierleben 1964. Büchergilde Gutenberg. Frankfurt a. M., S. 750-751.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1964. Im Reich der tausend Atolle. *R. Piper, München*, S. 89-102.

FITTKAU, E. J. 1970. Role of Caimans in the nutrient regime of Mouth-lakes of Amazon Affluents. (An hypothesis). *Biotropica* 2: 138-142.

FRISCH, K. v. 1941. Die Bedeutung des Geruchsinnes im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* 29: 321-333.

GEDASCHKE, H. 1969. Gelungene Piranha-Zucht (*Serrasalmo rhombeus*, L.) im Duisburger Zoo. *Zool. Beitr.* 15 (2—3): 475-480.

GEDASCHKE, H. 1971. Gelungene Piranha-Zucht im Duisburger Zoo. *Aquar. Mag.* 4: 143-145.

GEISLER, R. 1964. Wasserkunde. *Alfred Kernen, Stuttgart*, S. 93-99, 108-111.

GÉRY, J. 1969. Les Serrasalmidae des Guyanes. (Unveröff. Manuskript).

HONNEGER, R. 1971. Die Zucht von *Serrasalmus nattereri*. *Aquaterra* 8: 29-32.

MARKL, H. 1969. Das Schutzverhalten eines Welses (*Hassar orestis*) gegen Angriffe von Piranhas. *Z. Tierpsychol.* 26: 385-389.

MARKL, H. 1971. Schallerzeugung bei Piranhas (Serrasalminae, Characidae). *Z. vergl. Physiol.* 74: 39-56.

PILLERI, G. 1969*a*. Über eine Forschungsreise des Berner Hirnanatomischen Institutes nach Bolivien zum Studium des Amazonasdelphins (*Inia geoffrensis*). *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 114: 79-96.

PILLERI, G. 1969*b*. On the behaviour of the Amazon Dolphin, *Inia geoffrensis* in Beni (Bolivia). *Revue suisse Zool.* 76: 57-91.

SACASE, C. 1971. Le poisson-rasoir en surnombre s'en prend aujourd'hui à l'homme. *Tribune de Lausanne*, 1971, 21. Feb.

SIOLI, H. 1965. Bemerkung zur Typologie amazonischer Flüsse. *Amazoniana* 1: 74-83.

SIOLI, H. 1968. Zur Ökologie des Amazonas-Gebietes. Biogeography and Ecology in South America, Vol. 1, S. 137-170. *Junk, The Hague.*

SIOLI, H. 1969. Die Bedeutung eines gesunden Wasserhaushalts für die Biosphäre. *Natur Landsch.* 44: 233-236.

VOSS, J. 1970. Contribution à l'Ethologie des Poissons Cichlides. *Revue Comport. anim.* 4: 17-29.

ZAHL, P. A. 1970. Seeking the truth about the feared Piranha. *Nat. geogr. Mag.* 138: 715-732.

Anmerkung: folgende Arbeit kam erst nach Drucklegung des eigenen Manuskripts heraus und konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden: MARKL, H. 1972. Aggression und Beutefangverhalten bei Piranhas. *Z. Tierpsychol.* 30: 190-216.

Adresse de l'auteur :

Hirnanatomisches Institut
Untere Zolgasse 71 (Waldau)
CH-3072 Ostermundigen
Schweiz.